

DISTRIBUTION DES CONIFÈRES DANS LA PANGÉE ESSAIS

par A. AUBRÉVILLE

On semble admettre aujourd'hui la conception wégénérienne d'un monocontinent permien, la Pangée, il y a quelques 200 millions d'années, entouré d'un Océan universel, la Panthalassa. Il se disloqua il y a 135 millions d'années en deux groupes continentaux, la Laurasia dans l'hémisphère nord et le Gondwana dans l'hémisphère sud. Les continents se détachèrent ensuite de ces monolithes. A la fin du jurassique, vers 120 millions d'années, l'Amérique du sud décolla de l'Afrique. Les Angiospermes étaient alors en pleine expansion. On place un peu plus tard, vers 110 millions d'années, la formation du moyen Atlantique. Longtemps après, il y a seulement 40 millions d'années, l'Australie se détachait du continent antarctique; celui-ci se déplaçait alors plein sud, coiffant finalement le pôle sud de l'inlandsis actuel.

De tels considérables mouvements continentaux s'expliquent aujourd'hui, aisément semble-t-il, depuis que l'on a, il y a quelques années seulement, découvert le phénomène généralisé de l'expansion des fonds océaniques, se manifestant par des dérives continentales explicables et mesurables. Elles sont très lentes mais se manifestant durant les dizaines de millions d'années qui se sont écoulées depuis le mésozoïque, elles rendent compte tout de même des milliers de kilomètres qui séparent aujourd'hui les masses continentales.

Comment étaient imbriqués dans la Pangée tous ces socles continentaux. Les géophysiciens et les géologues le disent quelquefois avec preuves à l'appui. Leurs reconstitutions s'appuient sur la nécessité de rétablir sur les continents déformés les alignements des grands plissements de la Terre, brisés précisément par les dérives, et surtout sur les rapprochements intercontinentaux imposés par la considération des contours géographiques et des similitudes géologiques du bord d'un océan à l'autre. Les paléontologues tenant compte de l'impossibilité pour certains animaux, aujourd'hui fossiles, de traverser les océans, rapprochent les terres à fossiles communs d'un continent à un autre. On peut se livrer ainsi à un véritable jeu cartographique de puzzle continental. La reconstitution la plus vraisemblable étant celle qui tient compte de toutes ces données fixées par la géographie et la paléontologie. Les géophysiciens en jugeront la vraisemblabilité et suggéreront des explications.

Dans ces visions d'un passé largement hypothétique, les botanistes, paléobotanistes, paléoclimatologistes apportent aussi leurs propres opinions. La connaissance de la flore actuelle, celle des espèces fossiles, permet des rapprochements. Toutes les disjonctions intercontinentales d'aires de groupes végétaux, vivants ou fossiles, que nous observons imposent, croyons-nous, que ces aires furent jointes à des époques évidemment très anciennes, et mieux encore sur le monococontin initial. C'est une première hypothèse que n'infirme pas l'argument des flores peuplant certaines îles, situées loin des continents, arguments favorables à la théorie des transports à longue distance. Nous pensons que de tels transports ont eu lieu, mais à une échelle restreinte, qui ne peuvent s'appliquer à des déplacements de flores entières, harmoniques. Il y a une similitude évidente par exemple entre la flore tropicale de l'Amérique du Sud et celle de l'Afrique qui lui fait face. Le rapprochement étroit des deux continents au jurassique rend compte de ces affinités. Depuis le détachement de l'Amérique du sud, les deux flores évoluèrent séparément. La théorie des ponts intercontinentaux qui expliquait les relations floristiques entre continents est aujourd'hui incompatible avec la connaissance du relief des fonds océaniques qui a fait d'énormes progrès depuis quelques années et qui a donné naissance à la théorie nouvelle des plaques continentales.

Nous considérerons ici les seules flores tropicales (tropical au sens large). Particulièrement difficiles à comprendre sont les rapports anciens entre la flore africaine, la flore du sud-est asiatique et de la Malaisie (sino-malaise), avec la flore australo-papoue (Nouvelle-Guinée, Australie, Tasmanie, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande). Les rapports existent à l'échelle des familles : il y a un tronc commun évident des familles, caractéristique principale de l'organisation du règne végétal sur la Terre. Il date de la Pangée; ils existent aussi à l'échelle de nombreux genres. J'en ai signalé quelques-uns¹, étonnants même quand il s'agit par exemple de genres communs aux régions maritimes de l'Afrique occidentale et à des régions baignées par les océans indien ou pacifique, séparées aujourd'hui par des déserts et l'océan. Il y eut certainement dans le passé un contact, une continuité physique entre ces flores. La géographie et la climatologie du présent ne peuvent apporter aucune explication, il faut rechercher celle-ci dans le passé le plus lointain.

L'Inde pose aujourd'hui un problème particulier. Les affinités de sa flore, surtout celle de l'Ouest et du Centre avec la flore africaine sèche sont importantes. Le contact n'existe plus, mais ces affinités floristiques montrent qu'il fut réel. La flore différente de l'Inde du Sud et de l'Est, est proche de la flore indo-malaise; leur contact plus récent est indubitablement établi.

La flore australo-papoue a des affinités avec la flore indo-malaise, leurs pays sont si proches. Néanmoins cette flore australo-papoue a une individualité très marquée qui fait penser à un long isolement. Les affinités avec l'Afrique sont épisodiques, de même avec l'Inde.

1. AUBRÉVILLE A. — Essai sur la distribution et l'histoire des angiospermes tropicales dans le monde. *Adansonia*, ser. 2, 9, 2 : 189-247 (1969).

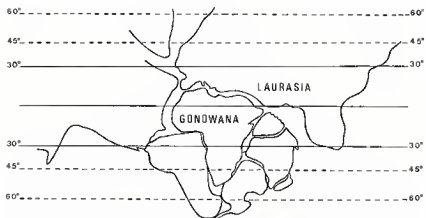


Fig. 1. — Croquis de la Pangée à la fin du trias, 160 M.A. Les Coniférophytes se développent dans une bande tropicale allant de l'Alaska à la Méditerranée et au sud de la Chine.

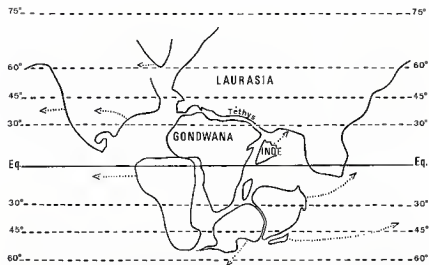


Fig. 2. — Croquis de la Pangée vers la fin du jurassique, 120 M. A. Elle s'est d'abord déplacée en bloc vers le nord d'où le déplacement apparent de l'équateur vers le sud. Ensuite l'Amérique du sud commence à se séparer de l'Afrique. L'Amérique du nord s'éloigne de l'Eurafric et se redresse vers le nord-est. L'Australie et le continent antarctique, toujours soudés entre eux, se détachent de l'Afrique.

Nous n'avons pas l'intention de développer plus avant ces comparaisons entre grandes flores angiospermiqnes tropicales. Peut-être nous-mêmes (ou plutôt, d'autres) le feront quelque jour. Nous nous restreindrons dans cette note à considérer les seuls genres de Conifères. Leur avantage pour une telle étude est qu'ils sont peu nombreux. Ils nous viennent du trias et du jurassique, où ils étaient — avec ceux qui ont disparu — l'élément principal, peut être prépondérant, des formations végétales de ces époques; ils constituaient un des éléments principaux de la flore Pangéenne avant sa dislocation.

Nous disposons surtout de l'avantage considérable que constitue l'étude panoramique de FLORIN dans les temps présents et anciens, floristique et phytogéographique, du groupe des Conifères. L'analyse fondamentale étant ainsi faite, il nous suffira de l'interpréter.

La chorologie floristique est une science fondée sur des faits, présents et anciens. Elle ne peut apporter à elle seule de véritables preuves des changements orographiques et géographiques survenus dans l'histoire de la face de la Terre, mais seulement de sérieuses présomptions pour telle ou telle théorie. C'est ainsi que, personnellement, nous étions convaincu, après nos études des flores tropicales à l'échelle mondiale, de la vérité de la conception wégénérienne¹, bien avant que les sondages en haute mer du « Glomar Challenger » et les théories conséquentes de brillants géophysiciens américains ne viennent en administrer une vraie preuve. Dans cet essai de reconstitution de la Pangée depuis le permien, nous concevons qu'il est nécessaire d'admettre en priorité les conclusions prouvées des géologues, géographes, et des géophysiciens, comme par exemple; la réalité du rattachement de l'Amérique du sud à l'Afrique, celle aussi de la soudure de deux faces opposées du continent antarctique et de l'Australie² persistant jusqu'à l'oligocène, ou encore de la coalescence à l'extrémité sud de la Pangée, de l'Afrique du sud, du continent antarctique, et de l'Inde, prouvée notamment par la découverte dans ces régions de fossiles d'un saurien, *Lystrosaurus*, incapable de franchir des mers qui auraient séparés ces terres. Sans cette coalescence australe il serait impossible de trouver une explication plausible d'une certaine flore commune à 3 continents séparés dans les mers australes par d'immenses étendues.

A côté de ces faits prouvés, encore trop peu nombreux, il nous est indispensable de choisir quelques grands fils directeurs pour comprendre des distributions souvent étonnantes des genres de Conifères? Pour nous aventurer dans un essai de synthèse, inévitablement hautement hypothétique, nous nous en tiendrons aux seuls genres existants. Nous comparerons leurs aires fossiles suggérées par les cartes de FLORIN avec les aires présentes lorsque les premières ressortissent avec vraisemblance. Un coup d'œil sur les cartes montre qu'il existe parfois des distances considérables entre les aires anciennes et les aires actuelles. Toutes les disjonctions de l'actuel

1. AUBRÉVILLE A. — Loc. cit. (1969).

2. La côte convexe de la terre de Wilkes dans l'Antarctique, coïncide exactement avec la côte concave de la grande baie australienne qui s'étend du sud de Perth à Melbourne (Walter SPROLL et Robert DIETZ).

et du passé doivent en principe pouvoir être expliquées. Nous avons abordé déjà ce problème (1) mais nous proposons ici d'aller plus loin.

Posons d'abord cet axiome fondamental de l'évolution que tous les groupes floristiques prirent naissance dans les régions les plus chaudes de la Terre, d'abord peut-être en montagne (AXELROD), puis en plaine. Cela est admis aujourd'hui par plusieurs botanistes (AXELROD, TAKTAJAN, VAN STEENIS). Certains genres ou leurs mutants pénétrèrent ultérieurement des secteurs tempérés, et même froids. Ce dernier cas est celui des pins, sapins, épicéas, génévriers (1) de l'hémisphère boréal, qui n'ont aucun représentant austral. Il est remarquable d'observer d'après les cartes de FLORIN, d'une part, que beaucoup de genres existants dans l'hémisphère boréal sont géographiquement réduits à des aires reliques dans les zones tropicales à tempérées chaudes de l'Asie du sud-est et de la Malaisie (1) et que d'autre part ils ont une représentation fossile parfois abondante en Europe, aux États-Unis, même en Alaska, en Sibérie et au Groenland citons : *Pseudotaxus*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Tsuga*, *Chamaecyparis*, *Cephalotaxus*, *Taxodium*, *Amentotaxus*, *Keteleeria*, *Cathala*. Nous déduisons, en application de l'axiome que nous venons d'admettre, qu'à la fin du trias et au jurassique la bande équatoriale s'étendit de l'Alaska à l'Asie du sud-est, recouvrant notamment les U.S.A. et une partie de l'Europe. Cela implique une rotation vers le sud-ouest de l'axe actuel de l'Amérique du nord et un déplacement vers le sud du Groenland, celui-ci venu s'intercaler entre l'Amérique du Nord et l'Europe. Ainsi s'explique la découverte de fossiles de Conifères subtropicaux en différentes stations du Groenland, du Spitzberg jusqu'au delà du 75° N. La pointe extrême sud du Groenland dut s'approcher, au seuil du mésozoïque, du 30° N.

Une deuxième condition que nous imposerons aux migrations des genres caractéristiques des pays chauds est qu'elles ne dépassèrent pas en principe les 45° Nord ou Sud. Les genres adaptés aux climats froids purent ultérieurement évidemment franchir cette limite. Cette limitation écologique aux migrations rend improbables des déplacements qui ne tiendraient pas compte des latitudes.

Insistons enfin sur ce fait remarquable de la division des Conifères en deux groupes floristiques marqués, l'un boréal correspondant à la Laurasie, l'autre austral au Gondwana. Il n'y a pas de groupe systématique à l'échelle générique se divisant en deux aires bien distinctes, l'une boréale, l'autre australe. Nous y reviendrons à propos des *Araucaria* *.

LES CONIFÈRES GONDWANIENS

L'explication de leur distribution pose immédiatement un problème difficile. Constatons d'abord l'existence au Chili méridional d'un groupe de genres de Conifères dont 3 sont communs avec l'Australie, la Nouvelle-

(*) Au genre austral *Callitris* correspond une espèce fossile du Massif central français, *Callitrioxylon gallicum*.

Zélande, la Nouvelle-Guinée, la Tasmanie, la Nouvelle Calédonie et même l'Inde (*Podocarpus*), d'autres sont étroitement endémiques (*Saxe-Gothaea*, *Austrocedrus*, *Pilgerodendron*, *Fitzroyea*).

Nous avons déjà dit qu'à sa limite sud la Pangée était constituée (fig. 1) par l'imbrication de la pointe extrême sud de l'Amérique du sud, de l'Afrique du sud, du continent antarctique et de l'Australie (liée à la Nouvelle-Guinée et aussi, à la Nouvelle Zélande). Les *Araucaria* vivants se trouvent le long d'une ligne joignant la Nouvelle-Guinée (en montagne) et à la Nouvelle-Calédonie, au Queensland (N. E. Australie) puis, à l'autre extrémité, au Chili et au sud du Brésil (jusqu'à 20° S). Cette ligne est le chemin des migrations anciennes déjà tracé par FLORIN. Elle est jalonnée par des fossiles, à la pointe Palmer du continent antarctique et par des fossiles du crétacé inférieur à la limite sud de l'Afrique. Dans quel sens se fit la migration? Incontestablement pour nous, le genre est venu de la Nouvelle-Guinée où il apparut d'abord, pour cette raison que dans cette aire aujourd'hui brisée, la Nouvelle-Guinée occupait — selon nous — le secteur le plus proche de l'équateur. L'aire du genre *Araucaria* est en Australo-papouasie une aire relique, très fragmentée. Nous en avons donné déjà une raison (I), dispersion due pour une part à la concurrence de la flore tropicale angiospermique, et surtout évidemment aux bouleversements climatiques des périodes géologiques.

Cette distribution du genre gondwanien *Araucaria* conduit à une autre difficulté d'ordre écologique. Comment concevoir que ces *Araucaria* originaires de secteurs tropicaux aient pu atteindre des zones approchant ou dépassant le 60° S? Deux explications sont possibles. Passage direct de la côte sud de l'Australie à l'Amérique du sud par l'Afrique du sud. Le fossile d'*Araucaria* reconnu par FLORIN en Afrique du Sud prouve que le passage est possible, bien que peu probable (rareté des fossiles). Ou encore, faisant intervenir le déplacement général de la Pangée vers le nord, au crétacé, entraînant un réchauffement des terres les plus australes, qu'une possibilité climatique de passage ait pu se présenter, avant le déplacement du continent antarctique vers le pôle sud.

Le genre *Araucaria* propose d'autres problèmes.

Les fossiles d'*Araucaria* sont nombreux dans l'Inde, datés du trias, au jurassique inférieur et supérieur et au crétacé inférieur. On admet qu'à cette époque l'Inde était un semi-continent séparé du continent laurasien, et rattaché plutôt au Gondwana. Il avait probablement à cet âge, des liaisons avec l'Australie et l'Afrique du nord-est, probabilité justifiée par des rapports floristiques existants encore d'une part entre la flore de l'Inde sèche, celle de l'Afrique sèche et d'autre part avec certain type de flore sèche de l'Australie centrale. Le déplacement de l'Inde à l'éocène, puis sa soudure à la Laurasie (40 millions d'années) provoquant la surrection de la chaîne himalayenne, eurent ce curieux effet qu'un fragment gondwanien avec ses reliques fossiles d'*Araucaria* austral fasse désormais dans l'hémisphère boréal, partie intégrante de la Laurasie.

Une autre question à laquelle j'ai déjà répondu dans une note précédente (I) est relative aux fossiles d'Araucariales de l'hémisphère boréal

qui sont nombreux aux U.S.A. et en Europe. Nous avons suggéré qu'il s'agissait probablement d'un genre autre qu'*Araucaria*. Un exemple analogue existe chez les Fagacées avec le genre *Fagus* strictement boréal et le genre *Nothofagus* exclusivement austral, lequel a une aire très semblable à celle du genre austral *Araucaria*, allant de la Nouvelle-Guinée, à la côte orientale de l'Australie, la Nouvelle-Calédonie, la Nouvelle-Zélande et le Chili, avec des fossiles dans le continent antarctique (Mc Murdo Sound et île Seymour, extrémité de la péninsule Palmer). L'aire australe de ce *Nothofagus* est dans sa ligne générale sensiblement parallèle à celle du genre *Araucaria*.

Aucun genre de Conifère — jusqu'à plus ample information — n'a une double aire boréale et australe. La séparation des deux flores de Conifères, laurasienne et gondwanienne paraît nettement établie. Nées dans la même bande tropicale mésozoïque, traversant la Laurasia et la Gondwana elles furent toujours séparées par des mers.

Un deuxième genre de Conifère chilien et indo-mélanésien, *Dacrydium*, a suivi la même migration qu'*Araucaria* de l'Indo-Mélanaisie à l'Australie, Nouvelle-Calédonie, Nouvelle-Zélande, et enfin pointe sud du Chili, avec un seul fossile intermédiaire, du tertiaire indéterminé, aux Iles Kerguelen.

Reste encore l'extraordinaire genre *Podocarpus*, extraordinaire parce que évidemment gondwanien et que contrairement à tous les autres genres de Conifères gondwaniens, il s'est amplement répandu dans tous les continents, y compris l'Afrique, par ailleurs si pauvrement pourvue de Conifères, dépassant vers le nord l'équateur, nettement en Afrique, de peu en Amérique centrale et aux Antilles, très largement en Asie du sud-est puisqu'il approche du 40° au Japon. Son origine gondwanienne est évidente. On lui connaît des fossiles jurassiques et tertiaires en Australie, en Nouvelle-Zélande et au Chili. Sa liaison géographique et écologique avec *Araucaria* est manifeste. Mais au-delà il s'est, non moins évidemment, propagé vers le nord le long des chaînes de montagnes, en suivant les Andes en Amérique du Sud et en Amérique centrale, et « faisant un saut aux Antilles ». En Afrique il est « monté » depuis les forêts subtropicales de Knysna à la pointe de l'Afrique du Sud tout le long des chaînes de l'Afrique orientale jusqu'en Éthiopie. Très curieusement il prend un caractère relique sur les sommets volcaniques du Cameroun et de Fernando Po, puis en Angola. Il existe aussi à Madagascar. Ses aires témoins isolées en Afrique, en altitude, hors de la concurrence de la flore tropicale, suggèrent que le genre occupa autrefois en Afrique, sensiblement au sud de l'équateur actuel une aire beaucoup plus grande que l'expansion de la flore tropicale humide lui disputa ensuite. L'aire du genre couvre toute l'Indonésie, la Chine du Sud et atteint le sud du Japon. C'est le seul exemple d'un Conifère austral ayant conservé depuis le tertiaire une aussi grande extension. Aucun fossile de *Podocarpus* n'est cependant signalé dans l'ancienne Laurasia, ce qui confirme bien son origine australe.

LES CONIFÈRES LAURASIENS

Cette bande boréale équatoriale trias-jurassique relativement riche en fossiles de Conifères d'affinités écologiques tropicaux est aujourd'hui dans une zone climatique tempérée, tempérée froide, ou même froide. Cela explique comment, lors d'un déplacement général vers le nord de la Pangée et du déplacement apparent vers le sud de l'équateur sur sa ligne actuelle, tous ces genres disparurent sur place, en Amérique du nord, au Groenland, en Europe et en Sibérie. Mais certains demeurèrent dans des aires vestiges, reliques, en Asie du sud-est et en Indonésie. C'est — nous l'avons montré dans une précédente communication (1) — qu'ils s'y trouvaient là en effet toujours dans une zone de moins de 30° latitude Nord ou Sud, c'est-à-dire sous des climats tropicaux ou subtropicaux.

Il est curieux d'observer sur les cartes des fossiles de Conifères de FLORIN que dans cette zone mésozoïque équatoriale que nous avons tracée entre l'Alaska et le sud-est asiatique se trouvaient à côté de ceux des Conifères que nous avons des raisons de ranger parmi des genres tropicaux, beaucoup de fossiles tertiaires des genres vivants dans l'hémisphère boréal caractérisant habituellement des régions tempérées froides ou froides. Citons ceux qui ont des aires boréales considérablement étendues : *Juniperus*, *Abies*, *Pedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*. Cela ne contredit pas notre idée de l'origine tropicale de tous les groupes floristiques. Les uns ne subsistèrent que dans les régions chaudes, les autres se répandirent, en s'adaptant à de nouvelles conditions écologiques, dans les immenses territoires ouverts à leur expansion par le déplacement général vers le nord de la Pangée que nous avons évoqué ci-dessus.

Le genre *Juniperus* est — à notre connaissance — un des rares cas de genres de l'hémisphère boréal dépassant l'équateur d'une poussée vers le sud. C'est l'explication de l'aire du *Juniperus* en Afrique suivant les hautes chaînes de montagnes de l'Afrique orientale où il rejoint d'ailleurs le genre *Podocarpus* venu, lui, du sud. Des pins s'approchent aussi de l'équateur, dans le sud de l'Indochine et à Sumatra. Il s'agit d'invasions récentes de zones découvertes après incendies de la forêt autochtone. L'aire du genre *Pinus* est typiquement boréale.

Cette persistance de genres primitifs en Sino-Indo-Mélanésie, alors qu'ils sont rares ou absents ailleurs, est un argument phyto-géographique en faveur de la thèse des botanistes qui voient dans ces régions tropicales de l'extrême-orient, en bordure des Océans indien et pacifique, le berceau des groupes floristiques les plus anciens (AXELROLD, TAKTAJAN, VAN STEENIS, A. C. SMITH). De ces berceaux ils auraient émigré selon les possibilités offertes par les terres ou du hasard des mers, et ainsi peuplé d'autres continents. Notre conception est différente de la leur en ce qu'elle allonge ce berceau au travers de toute la Pangée jusqu'à l'Alaska. Mais ce berceau primitif aurait subi des vicissitudes diverses suivant les longitudes du fait des dérives continentales, glaciations et autres, si bien que beaucoup de

groupes disparurent plus ou moins à l'Ouest, tandis que ceux de l'Est, moins perturbés, ayant connu une certaine stabilité climatique et donc écologique, se seraient mieux maintenus, d'où leur abondance relative dans ces aires reliques. Les groupes suivants, les plus anciens, n'auraient eu ensuite qu'à s'adapter — si possible — à la concurrence de formes angiospermiqnes nouvelles de végétation.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- (1) Addition à celle de AUBREVILLE A. — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace. *Adansonia*, ser. 2, 13, 1 (1973).
- (2) ROUBAULT, M. — La dérive des continents. Presses Univ. France, 1503 (1972).
- (3) FLORIN, R. — The distribution of Conifer and Taxad Genera in Time and Space. *Acta Hort. Bug.* 20, 4 (1963).
- (4) VAN STEENIS, C. G. G. J. — *Nothofagus*, key genus of plant geography in time and space livin gand fossil, ecology and phylogenery. *Blumea* 19,1 (1971).
- (5) PRIVÉ, C. et E. BOUREAU. — Sur un bois homoxylé à épaissements callitrioides du Stampien du Puy-de-Dôme. *Com. Trav. hist. et sc. Paléobot.* (1968).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS.